

Le protostylide : valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre *Equus* (Perissodactyla, Mammalia)

Par VÉRA EISENMANN

Laboratoire associé au Centre National de la Recherche Scientifique 12

Réception du Ms. 6. 10. 1975

Introduction et historique

On a remarqué depuis longtemps sur les jugales inférieures — lactéales ou définitives — d'Equidés la présence d'une colonnette isolée (fréquente chez les formes tridactyles) ou d'un simple pli d'émail antéro-externe. A la suite d'Arambourg (1959, p. 86) ce pli sera désigné sous le nom de protostylide.

RÜTIMEYER (1863, fig. 35 et 42) semble avoir été le premier à observer un protostylide chez *Equus*; dans son travail sur l'*E. fossilis* d'Auvergne il le figure sur une D_4 et une P_4 et discute de sa nature. FORSYTH MAJOR (1880, pl. VII) confirme ses observations et figure à son tour quelques dents, dont deux P_2 , d'*E. stenonis* portant un protostylide. BOULE et THÉVENIN (1920, p. 127) notent sa présence „à peu près constante“ sur les trois prémolaires et la M_1 d'*E. insulatus* de Tarija, Bolivie, et signalent que „ce repli serait, d'après Branco, caractéristique d'*E. andium*“. VAN HOEPEN (1932, fig. 5 à 12) a observé un pli protostylide sur la P_3 et un protostylide isolé sur la P_4 d'un Zèbre adulte — *E. burchelli wahlbergi* et des plis sur les D_3 et D_4 d'une forme fossile d'Afrique du Sud, de deux *E. zebra*, d'un *E. b. wahlbergi* et d'un âne actuel. Il n'a pas vu de structure semblable sur les jugales de 9 *E. caballus* adultes et d'un jeune qu'il a pu examiner. D'après lui, la présence de ce pli chez les Zèbres et, à un moindre degré, chez les Anes et son absence chez les Chevaux suffit à les séparer en deux lignées génériquement distinctes, dérivant de deux Hipparions différents. Les données de PETIT (1939, fig. 117, 124 et 125), de MAC GREW (1944, p. 61) et de GROMOVA (1949, 2e partie, p. 109) limitent la portée des observations de VAN HOEPEN: le protostylide peut être présent chez les vrais Chevaux, absent chez les Anes. Par ailleurs STIRTON (1942) souligne que les Hipparions ne sont pas seuls à porter des protostylides, ceux-ci sont fréquents chez *Pliohippus* que cet auteur met à l'origine du genre *Equus*. GAZIN (1936, p. 305 et fig. 22) décrit des protostylides sur les D_3 et D_4 de *Plesippus shoshonensis*; pour MAC GREW (1944, p. 44) le protostylide des lactéales figure parmi les caractères justifiant l'identification de *Plesippus* avec *E. stenonis* et les Zèbres, tous devant être regroupés dans le genre *Hippotigris*. D'après QUINN (1955) le genre *Hippotigris*, différencié dès le Miocène, présenterait des protostylides (FORSTÉN 1975 = *Pliohippus*). Cependant, la même structure serait également visible chez les genres *Callipus*, *Astrohippus*, *Eohippus* et elle manifesterait toujours la même tendance à la disparition. On ne saurait donc l'utiliser comme critère générique (QUINN 1957, p. 11).

Ainsi le protostylide a été investi plus d'une fois d'une valeur systématique ou phylétique alors même qu'il restait assez mal connu: la littérature présente certaines contradictions quant à sa présence ou son absence chez les Anes et les Chevaux. De

plus les auteurs notent rarement la position de la dent qui porte le protostylide — position qui a son importance comme on le verra plus loin.

Le présent travail apporte quelques précisions et quelques données nouvelles sur le protostylide. Celui-ci est fréquent et bien développé sur les P_2 et D_2 d'un Zèbre actuel: *E. grevyi* (fig. 1 et 2). Cette particularité passée inaperçue jusqu'à présent a incité à la recherche de structures semblables sur d'autres dents et chez d'autres espèces actuelles et fossiles.

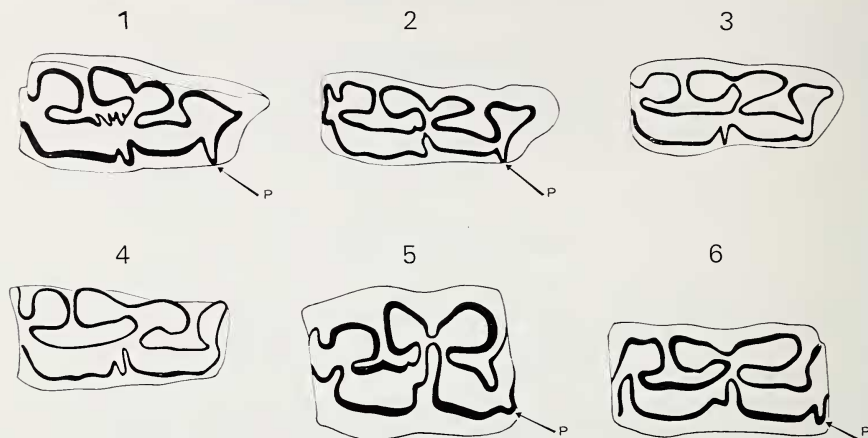


Fig. 1—6. Faces occlusales de jugales inférieures droites d'*Equus* actuels; P = protostylide. 1: P_2 d'*Equus grevyi* — 2: D_2 d'*E. grevyi* — 3: D_2 d'*E. przewalskii* — 4: D_2 d'*E. hemionus khur* — 5: P_4 d'*E. zebra* — 6: D_3 d'*E. burchelli*

Méthods d'étude

L'étude porte sur toutes les jugales inférieures lactéales et définitives sauf la M_3 où le protostylide est très rare. Lorsque les deux rangées dentaires d'un individu étaient présentes, seules les dents d'un seul côté ont été considérées.

Pour les espèces actuelles toutes les observations ont été faites sur le matériel original sauf de rares exceptions qui seront signalées. Une partie des dents fossiles n'a été examinée que sur des figurations. Le détail du matériel actuel et fossile sera donné dans les chapitres correspondants.

Le protostylide ne présente pas dans tous les cas un développement semblable. Sur les D_2 ou P_2 , on observe parfois une vague ondulation de l'émail (fig. 3) ou une angulation de la paroi vestibulaire du protoconide (fig. 4); ni l'une ni l'autre n'ont été prises en considération. En revanche, chaque pointe aiguë formée par un pli d'émail même minime a été comptée. Sur les autres jugales la difficulté est moindre car le protostylide se présente en général comme une boucle d'émail bien nette (fig. 5 et 6). On a cherché à augmenter la fiabilité des résultats en revoyant plusieurs fois les mêmes pièces afin d'assimiler et de mieux conserver les mêmes critères de comptage.

Formes actuelles

Nomenclature

Le classement et la nomenclature adoptés ici n'impliquent aucune prise de position sur la systématique des Equidés. Pour des raisons de commodité les différentes espèces d'*Equus* actuels ont été classées en 6 groupes: *E. grevyi*, *E. zebra*, *E. burchelli*, *E. asinus*, Hémiones et *E. przewalskii*.

La nomenclature des Zèbres a été détaillée dans un article précédent (EISENMANN et DE GIULI 1974); les trois groupes — *E. grevyi*, *E. zebra* et *E. burchelli* sont con-

servés ici. Les résultats du présent travail n'ont pas justifié la séparation initiale des *E. burchelli* en formes septentrionales et méridionales. *E. quagga* n'est pas inclus dans l'étude.

A la suite de GROVES et MAZAK (1967) on peut distinguer trois espèces d'Anes sauvages: *africanus*, avec les sous-espèces nominale et *somaliensis*; *hemionus*, avec les sous-espèces nominale (Mongolie Nord), *luteus* (Mongolie Sud), *khur* (Inde), *kulan* (région trans-caspienne), *onager* (Iran), *hemippus* (Syrie); *kiang* avec les sous-espèces nominale (Ladakh), *holderei* (Tibet oriental) et *polyodon* (Sikkim). Dans l'étude actuelle des espèces *kiang* et *hemionus* ont été d'abord traitées séparément; toutefois les petites différences observées dans la fréquence du protostylide ne justifient pas ici une telle séparation: les deux espèces sont réunies dans le groupe „Hémiones“. Les spécimens d'Anes sauvages d'Afrique sont très rares. Le groupe *E. asinus* étudié ici comprend donc aussi les Anes domestiques.

Aucun cheval domestique n'a été inclus dans l'étude. Cependant le groupe *E. przewalskii* comprend un hybride de Cheval domestique et de Cheval de Przewalski.

Matériel

Les animaux examinés proviennent des collections énumérées dans un article précédent (EISENMANN et DE GIULI 1974, p. 512 et 513) et des collections suivantes:

En France: Lyon, Musée Guimet.

En Suisse: Bâle, Naturhistorisches Museum; Berne, Naturhistorisches Museum; Zürich, Zoologisches Museum der Universität,

République Fédérale Allemande: Francfort, Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg; Hamburg, Zool. Institut und Zool. Museum; Kiel, Institut für Haustierkunde; München, Zool. Sammlung des Bayerischen Staates; Stuttgart, Staatliches Museum für Naturkunde.

République Démocratique Allemande: Berlin, Zool. Museum der Humboldt Universität.

Kenya, Nairobi: National Museums of Kenya.

Le nombre d'individus dans chaque groupe se trouve dans le Tableau 1 (n de D₂ = nombre des animaux immatures; n de P₂ = nombre d'adultes). Des précisions sur l'âge des individus sont données dans l'étude des différents groupes et les commentaires généraux.

Le matériel actuel se compose de 2370 dents.

Résultats

Le Tableau 1 résume les observations.

Tableau 1

Fréquence du protostylide sur les jugales inférieures des *Equus* actuels

	D ₂			D ₃ D ₄			P ₂			P ₃ P ₄			M ₁ M ₂		
	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%
<i>E. grevyi</i>	16	14	87	33	11	33	65	51	78	97	5	5	105	2	2
<i>E. zebra</i>	10 ¹	1	10	22 ¹	15	68	50	0	0	101	37	37	105 ¹	10	9
<i>E. burchelli</i>	31	17	55	67	31	46	175	30	17	342	57	17	367	41	11
<i>E. asinus</i>	11 ²	0	0	25 ²	7	28	43	2	4	85	4	4	88	4	4
<i>Hémiones</i>	22	0	0	42	26	62	60	0	0	120	22	18	148	7	5
<i>E. przewalskii</i>	12	0	0	28 ³	3	10	19	2	10	41	2	5	41	2	5

n dents = nombre de dents observées; n prot. = nombre de protostylides; % = pourcentage de protostylides.

¹y compris deux individus figurés par VAN HOEPEN (1932, fig. 9 et 10) — ²y compris un individu figuré ibidem (fig. 12) — ³y compris une dent figurée par PETIT (1939, fig. 117).

Etude des différents groupes

E. grevyi

Cette espèce se distingue de toutes les autres par la grande fréquence du protostylide sur les P_2 et D_2 (fig. 1 et 2) indépendamment de leur degré d'usure. Le développement de ce pli est également remarquable: il peut atteindre près de 4 mm dans sa plus grande longueur occlusale. Sur les D_3 et D_4 le protostylide est absent avant un an, fréquent après. Il est rare sur les P_3 et P_4 , exceptionnel sur les M_1 et M_2 .

E. zebra

Le protostylide est absent sur les P_2 quel que soit leur stade d'usure, rare et peu développé sur les D_2 où il n'a été rencontré que chez un animal âgé de moins d'un an. Sur les D_3 et D_4 il est constant après la fin de la première année et peut apparaître avant (3 dents sur 10). Le degré d'usure ne semble pas jouer un rôle dans la relative fréquence du protostylide sur les P_3 et P_4 (fig. 5) ni dans sa rareté sur les M_1 et M_2 .

E. burchelli

Sur les D_2 le protostylide est constant chez les nouveau-nés; sa fréquence diminue par la suite mais il peut encore se voir chez des animaux de plus de deux ans (2 cas sur 7). Sur les P_2 il est présent surtout avant 5 ans. Sur les D_3 et D_4 (fig. 6) il est absent avant un an, presque constant après (31 cas sur 43). Sur les autres jugales il est surtout présent après l'âge de 10 ans.

E. asinus

Le protostylide est absent sur les D_2 , rare sur les P_2 (2 animaux âgés de moins de 4 ans). Sur les D_3 et D_4 il est fréquent après un an (7 cas sur 13). Sur les P_3 P_4 et les M_1 M_2 il est rare et se voit surtout chez les animaux jeunes (moins de 5 ans).

Hémiones

Il n'y a de protostylide ni sur les P_2 ni sur les D_2 mais sur ces dernières la paroi vestibulaire du protoconide peut former un angle droit à la place du protostylide (fig. 4). Celui-ci est fréquent sur les D_3 et D_4 . Les résultats concernant les lactéales sont incomplets du fait de l'absence de sujets de moins de un an dans le lot étudié. Sur les P_3 et P_4 le protostylide se rencontre surtout après 10 ans. Il est absent sur les M_1 et M_2 d'*E. kiang*, présent dans 9 % des dents d'*E. hemionus*. On peut l'observer alors aussi bien chez des animaux très jeunes que très âgés.

E. przewalskii

Les D_2 n'ont pas de protostylide mais la paroi vestibulaire du protoconide y forme souvent un angle comme chez certains Hémiones et peut présenter une légère ondulation de l'émail (fig. 3). Sur les P_2 le protostylide a été rencontré chez 2 des 3 individus âgés de moins de 5 ans. Il est rare sur les D_3 et D_4 , même après un an. Il est également rare sur les autres jugales où on ne l'a rencontré qu'après 10 ans.

Commentaires généraux

Trois éléments influencent la fréquence du protostylide: la position de la dent dans la rangée dentaire, son degré d'usure et son appartenance spécifique. Il peut être difficile de démêler le rôle respectif de ces trois facteurs.

Le degré d'usure des dents intervient de façon différente suivant les dents considérées. Sur les D_2 le protostylide, quand il existe, apparaît dès la naissance; sur une série lactéale d'*E. burchelli* (MNHN, laboratoire d'Anatomie comparée, n° 1957-72) extraite de la mandibule on peut le voir sous forme d'une crête qui va en s'atténuant du haut vers le bas de la couronne. A un stade d'usure avancée la D_2 n'aurait pas présenté de protostylide. Cet effacement progressif est confirmé par la fréquence décroissante du protostylide entre la naissance et l'âge de trois ans (fig. 7). Au contraire sur les D_3 et D_4 , le protostylide est surtout fréquent après l'âge d'un an. Sur une série lactéale d'*E. grevyi* (même collection, n° 1964-223), on le voit devenir plus fort et mieux individualisé vers la base de la couronne. Il persiste jusqu'aux stades d'usure extrême précédant la chute et le remplacement des dents chez des animaux âgés de 3 ans 1/2 environ. Sur les P_2 le protostylide est plus fréquent avant 5 ans; sur les autres jugales il se rencontre surtout après 10 ans. Schématiquement l'usure efface le protostylide des D_2 et P_2 alors qu'elle le fait apparaître sur les dents postérieures.

Chez ces dernières, le rôle de la position de la dent est manifeste. Le protostylide est toujours plus fréquent sur les D_3 et D_4 que sur les P_3 et P_4 ; il n'est jamais plus fréquent sur les M_1 et M_2 que sur les P_3 et P_4 (fig. 8).

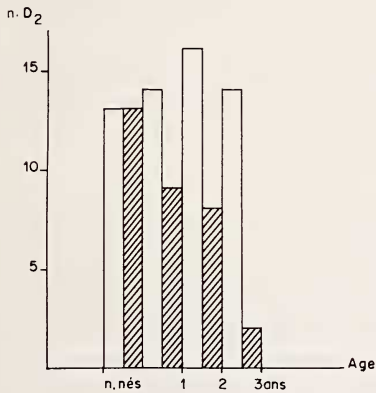


Fig. 7. Diminution de la fréquence du protostylide sur les D_2 des Zèbres (*E. grevyi*, *E. burchelli*, *E. zebra*) entre la naissance et l'âge de trois ans. Colonnes blanches = nombre total de D_2 ; colonnes hachurées = nombre de D_2 avec protostylide

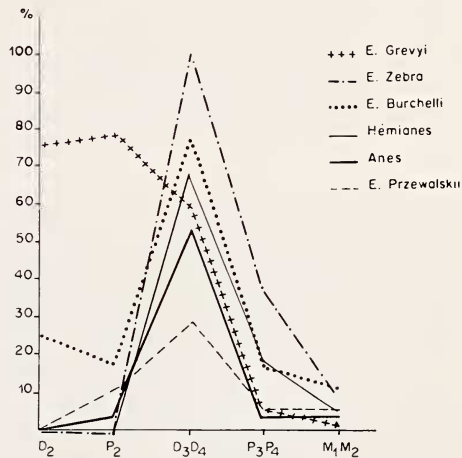


Fig. 8. Pourcentage de protostylides sur les diverses dents d'*Equus* actuels âgés de plus d'un an

Dans certains cas l'appartenance spécifique et la position de la dent déterminent la fréquence du protostylide indépendamment du stade d'usure. Ainsi les P_2 des Hémionides n'ont jamais de protostylide quel que soit l'âge des animaux examinés, les P_2 des *E. grevyi* en ont presque toujours.

Conclusions

La figure 8 représente pour chaque groupe d'*Equus* le pourcentage de protostylides sur les différentes dents. Pour réduire l'influence de l'âge, particulièrement forte au niveau des lactéales, les pourcentages ont été calculés ici chez des animaux âgés de plus d'un an uniquement. La figure montre le parallélisme des courbes représentant *E. zebra*, *E. asinus* et Hémionides ainsi que la place particulière occupée par *E. grevyi*.

Toutes ces observations demandent à être confirmées; en particulier les Hémiones immatures, les Anes et les Chevaux sont trop peu nombreux. A l'heure actuelle les résultats pratiques de ce travail se résument de la façon suivante:

1. la présence d'un protostylide sur une P_2 exclut son appartenance à un *E. zebra*, un *E. kiang* ou à un *E. hemionus*;
2. un protostylide fortement développé sur une P_2 ou une D_2 évoque un *E. grevyi*;
3. un protostylide sur une P_2 ou une D_2 usée indique un *E. grevyi* ou, moins probablement, un *E. burchelli*;
4. les protostylides des D_3 , D_4 , P_3 , P_4 et M_1 , M_2 n'ont aucune valeur diagnostique si on ne dispose pas d'un nombre élevé de dents;
5. aucune des dents observées ne porte de colonnette isolée; le cas signalé et figuré par VAN HOEPEN demeure donc unique (1932, fig. 7).

Formes fossiles

Les *Equus* fossiles examinés proviennent de gisements africains, européens, asiatiques et sud-américains. Toutes les formes étudiées appartiennent au Pléistocène inférieur ou moyen à l'exception de *E. santa-elena* du Pléistocène supérieur (HOFFSTETTER 1952, p. 288). Aucune forme «caballine» — suivant la terminologie d'HOPWOOD (1937) — n'a été étudiée.

Tous les spécimens africains ont été examinés sur le matériel original ainsi que la majorité des pièces d'autres provenances. Le reste des observations a été fait sur diverses figurations dont les références sont données.

Le matériel se compose de plus de 1530 jugales inférieures.

Afrique

Les dents étudiées proviennent d'Afrique du Nord (Aïn Boucherit, Aïn Hanekh, Ternifine) et d'Afrique orientale (Omo, Koobi Fora). Pour l'Afrique du Nord, *E. numidicus* (Aïn Boucherit) et *E. tabeti* (Aïn Hanekh) ont fait l'objet d'une révision et d'une description par ARAMBOURG (1970). *E. mauritanicus* (Ternifine) est en cours d'étude. L'ensemble du matériel est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) à Paris. Pour la vallée de l'Omo, seul le matériel récolté par les missions françaises a été étudié. Il est provisoirement à l'Institut de Paléontologie et s'est enrichi d'une dizaine de dents depuis l'étude préliminaire qui en a été faite (EISENMANN, sous presse). Le matériel de Koobi Fora se trouve aux National Museums of Kenya, à Nairobi et a fait aussi l'objet d'une note préliminaire sous presse.

Les observations sont groupées dans le Tableau 2.

Malgré le nombre insuffisant de D_2 il faut remarquer que:

1. chez les *Equus* nord-africains le protostylide ne se voit que sur les D_2 vierges ou très peu usées et qu'il y reste rare et peu développé;
2. la seule D_2 d'Afrique orientale examinée porte un protostylide net et provient d'un animal âgé de plus d'un an.

Par analogie avec les Zèbres actuels d'Afrique orientale et notamment *E. grevyi*, on pourrait s'attendre à rencontrer de nombreux protostylides sur les P_2 de l'Omo et de Koobi Fora. Bien qu'insuffisant, le matériel étudié montre que tel n'est pas le cas: le protostylide n'est certainement pas fréquent, même sur des dents peu usées. A Ternifine et Aïn Hanekh les P_2 sont suffisamment nombreuses pour que l'absence de protostylide soit considérée comme significative. Les D_3 et D_4 de l'Aïn Boucherit sont très peu usées et l'absence de protostylide n'est pas significative. Si on ne considère que

Tableau 2

Fréquence du protostylide sur les jugales inférieures d'*Equus* provenant de quelques gisements africains

	D ₂			D ₃ D ₄			P ₂			P ₃ P ₄			M ₁ M ₂		
	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%
Aïn Boucherit	1	0		3	0		2	0		2	1		7	1	
Aïn Hanech	6	1		20	4	20	59	0	0	145	5	5	157	0	0
Ternifine	3	1		29	6	21	34	0	0	99	13	13	102	8	8
Omo							2	0		8	1		8	2	
Koobi Fora	1	1		1	1		8	0		24	4	17	15	2	13

Mêmes abréviations que dans le Tableau 1. Les pourcentages n'ont été calculés que lorsque n dents était supérieur à 10.

les animaux âgés de plus de un an, 44% des D₃D₄ d'Aïn Hanech ont des protostylides et leur développement est faible; à Ternifine au contraire les protostylides sont très marqués et présents dans 75% des cas. Pour les dents définitives postérieures, les protostylides sont plus fréquents à Ternifine qu'à l'Aïn Hanech. Ils semblent assez fréquents en Afrique orientale mais le matériel en est bien pauvre.

Europe

L'étude des *Equus* primitifs européens est rendue difficile par le peu de gisements où on trouve en abondance les restes d'une seule espèce. Seuls Saint-Vallier (VIRET 1954) et La Puebla de Valverde (GAUTIER et HEINTZ 1974) répondent aux deux conditions encore que les dents y soient relativement rares. Ces deux gisements peuvent servir de référence dans l'évaluation de la variation intraspécifique — évaluation indispensable lorsque la taille est le seul critère distinctif de deux espèces. Tel est le cas des deux espèces étudiées ici — *E. bressanus* et *E. stenonis*.

E. bressanus (VIRET 1954) a été défini sur le matériel de Chagny étudié par DELAFOND et DEPÉRET (1894). En tenant compte des variations observées à Saint-Vallier et La Puebla, les os des membres de Chagny sont si grands que seules quelques pièces de Senèze, Pardines, Kislang et Livenzovka peuvent être attribuées à la même espèce. Mais ces quatre gisements renferment aussi des restes d'autres espèces, contemporaines ou non, et l'attribution des dents à *E. bressanus* ou à un grand *E. stenonis* peut être problématique: les différences de taille sont moins fortes pour les dents que pour les os des membres et sont en outre influencées par l'usure. On suivra donc KRETZOÏ (1954 p. 252) en n'attribuant à *E. bressanus* que les grandes dents accompagnées de métapodes compatibles avec cette détermination. Dans ces conditions, la dentition inférieure d'*E. bressanus* est connue par une P₃ ou P₄ de Chagny (DELAFOND et DEPÉRET 1894, pl. XII fig. 2), une série immature (environ 2 ans) de Senèze (HOPWOOD 1937, pl. II fig. 1) et les dents étudiées par BAÏGUSHEVA (1971). D'après ce matériel (Tableau 3), *E. bressanus* ne présentait pas de protostylide sur les P₂ ni sur les D₂.

Entre *E. bressanus* s. str. et les *E. stenonis* de Saint-Vallier et La Puebla, se placent des formes de grande taille que les auteurs ont souvent rapportées ou mises en synonymie avec *E. bressanus*. On examinera brièvement les gisements où les jugales inférieures sont connues.

Tableau 3

Fréquence du protostylide sur les ugales inférieures de quelques *Equus* européens fossiles

	D ₂			D ₃ D ₄			P ₂			P ₃ P ₄			M ₁ M ₂		
	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%
<i>E. bressanus</i>	1	0		2	2		5	0		11	1	9	12	2	17
Grands <i>E. sten.</i>	1	1		4	0		4	3		21	1	5	24	0	0
<i>E. sten.</i> Italie	6	1		11	8	73	9	1		18	3	17	17	0	0
Saint Vallier	24	1	4	45	1	2	12	0	0	26	2	8	27	1	4
La Puebla	13	0	0	23	1	4	4	0		16	0	0	13	0	0
Senèze	20	1	5	29	11	38	28	1	4	56	12	21	67	3	4

E. sten. = *Equus stenonis*; les autres abréviations sont comme dans le Tableau 1. Les pourcentages n'ont été calculés que pour n dents supérieur à 10.

France

De Rocaneyra (EISENMANN et BRUNET 1973, fig. 1a et b), une P₄ et une M₁ n'ont pas de protostylide.

De Pardines (Musée d'Histoire naturelle de Bâle), à côté d'un fragment d'omoplate et de trois premières phalanges d'*E. bressanus* on trouve quelques pièces un peu trop grandes pour les grands *E. stenonis* de Saint-Vallier et La Puebla. Parmi celles-ci une série lactéale inférieure d'environ un an dont la D₂ porte un protostylide bien développé.

De la «Montagne de Perrier» (HOPWOOD 1937, p. 904, pl. I fig. 5) il existe une rangée un peu plus grande que le plus grand spécimen de Saint Vallier sans protostylide net et trois Mt III de la taille des grands Saint Vallier.

HOPWOOD (1937, pl. II fig. 3) signale quelques restes du Bac de Saint Yvoine. Une dent d'un *Equus* indéterminé (M₁ ou M₂) ne porte pas de protostylide.

D'Arc en Barrois (BRUET 1932, pl. I fig. 2 et 3) il y a deux jugales dont une M₁ ou M₂ sans protostylide.

Du sommet du Pech Merle (PRAT 1968, p. 182, fig. 28—4) une prémolaire inférieure n'a pas de protostylide.

A Ceyssaguet les os des membres beaucoup plus petits que ceux d'*E. bressanus* et plus grands que ceux de Saint Vallier et La Puebla sont accompagnés de quelques lactéales et définitives inférieures. Les deux D₃ et D₄ (un an environ) et les deux M₁ ou M₂ n'ont pas de protostylide (Institut de Paléontologie, MNHN).

Italie

FORSYTH MAJOR (1880, pl. VII fig. 22 et 24) a figuré une série complète provenant de Bucine et une série prémolaire de Butri. Les prémolaires de Bucine sont plus longues que celles de Butri mais la différence pourrait s'expliquer par la plus faible usure des premières. Sur les deux P₂ le protostylide est présent. Le gisement de Bucine serait d'âge cromérien (AZZAROLI 1965, p. 5).

Roumanie

BOLOMEY (1965) a brièvement décrit une grande forme sténonienne des gisements de Bugiulesti. Les jugales inférieures n'ont pas de protostylides, autant qu'on puisse en juger d'après la figuration.

URSS

Quatre gisement des bords de la Mer d'Azov ont fourni des restes de grands *Equus* étudiés par GROMOVA (1949, t. I). Comme l'a fait remarquer PRAT (1968, p. 187) les métapodes de Khopry, Psekoups et Morskaïa sont gracieux. Ils se distinguent par là de ceux d'*E. bressanus* s. str. dont ils ont à peu près la longueur. Les P_3P_4 et M_1M_2 de Khopry et Morskaïa figurées par GROMOVA (fig. 5) n'ont pas de protostylide. De la Volovaïa Balka provient un Mt III à peine plus long que les maximums de Saint Vallier et La Puebla; sa largeur est inconnue. Une série de prémolaires du même gisement présente un fort protostylide sur la P_2 .

Allemagne

Des restes de la taille des grands *Equus* de Saint Vallier ont été trouvés à Erpfingen. Une des jugales sciées à différentes hauteurs montre l'apparition d'un protostylide près des racines (LEHMANN 1957, fig. 23).

Angleterre

Des Craggs d'Angleterre HOPWOOD figure trois P_3 ou P_4 et cinq M_1 ou M_2 , toutes sans protostylide (1937, pl. II fig. 2-10 et 13).

Pays-Bas

RAVEN (1935) a décrit de Tegelen un Mc III dont les proportions approchent celles des pièces de Khopry et Morskaïa. La M_1 ou M_2 figurée (1935, fig. 1 et 2) ne porte pas de protostylide.

Toutes ces observations sont groupées sur le Tableau 3 à la ligne «Grands *E. stenonis*».

Il reste maintenant à examiner les *E. stenonis* de taille égale ou inférieure à ceux de Saint Vallier ou La Puebla. *E. stenonis* a été décrit sur un crâne provenant de Terranova (AZZAROLI 1965). La mandibule du type ne porte pas de protostylide mais FORSYTH MAJOR a figuré des dents du même gisement dont une D_2 et une P_2 qui en portent un (1880, pl. VII fig. 17 et 31). Ces dents, comme toutes celles dont FORSYTH MAJOR donne les mesures (1880, p. 138) pourraient appartenir à une espèce plus petite que le type. D'après DE GIULI (1972, p. 136) un *Equus* très peu différent du type se rencontre dans les gisements d'Olivola et Matassino. On y a trouvé des métapodes en moyenne plus grands que ceux de Saint Vallier et La Puebla alors que les rangées inférieures d'Olivola n'atteignent pas les maximums de ces deux gisements et que le type de Terranova est plus petit que le plus petit Saint Vallier. Quoi qu'il en soit, un léger protostylide n'est visible que sur une P_3 d'Olivola (DE GIULI 1972, pl. III fig. 40). Une autre série rapportée à l'*E. stenonis* type est figurée par AZZAROLI (1965, pl. V) du gisement de Il Tasso. FORSYTH MAJOR a également figuré (1880, pl. VII) d'autres pices du Val d'Arno et du Val d'Era. L'ensemble des observations est groupé sur le Tableau 3 à la ligne *E. stenonis* italiens.

Les spécimens de Saint Vallier sont conservés à Lyon (Musée Guimet et collections du Département des Sciences de la Terre de l'Université), à Zürich (Paläontologisches Institut der Universität) et à Bâle (Naturhistorisches Museum). Ceux de La Puebla

de Valverde font partie des collections de l'Institut de Paléontologie du MNHN à Paris. Ceux de Senèze se trouvent dans les mêmes collections de Lyon, Bâle et Paris. Les observations concernant ces gisements sont données sur le Tableau 3.

Commentaires

La classification utilisée jusqu'ici repose sur les dimensions des fossiles. Suivant cette classification, le protostylide est absent sur les P_2 et D_2 d'*E. bressanus*, fréquent sur les mêmes dents des grands *stenonis* et rare chez les autres. Si on considère l'âge relatif supposé des gisements, le protostylide semblerait absent sur les P_2 des formes les plus anciennes; il apparaît sur les D_2 plus tôt que sur le P_2 . Mais la Naleur de ces observations est très diminuée par la pauvreté du matériel.

Sur les D_3 et D_4 , les différences de fréquence du protostylide sont expliquées par la composition du matériel: les lactéales de Saint Vallier et La Puebla sont peu usées, celles de Senèze et des gisements italiens beaucoup plus. Pour les autres jugales, les différences sont relativement faibles.

Asie

En URSS une espèce de très forte taille, *E. verae*, a été décrite dans la Kolyma par SHER (1971, fig. 25 et pl. III). Les Mt III sont proches de ceux de Psekoups et Khopry; des Mc III, relativement courts et trapus représentent peut-être une autre espèce. Parmi les dents inférieures une P_2 jeune porte un protostylide.

Dans le Nord de la Chine, à Nihowan, TEILHARD DE CHARDIN et PIVETEAU ont décrit en 1930 une espèce de grande taille à affinités sténoniennes: *E. sanmeniensis*. Par la suite la plupart des *Equus* trouvés en Chine du Nord — bien que de taille généralement plus faible — ont été rapportés à cette espèce. ZDANSKY (1935, p. 45) émet quelques réserves sur l'attribution des restes de Choukoutien à *E. sanmeniensis* et introduit un cf. dans sa propre détermination des *Equus* de Chihli, Honan, Shansi et Shantung. A côté d'*E. sanmeniensis* une autre espèce de taille plus faible et dépourvue de cornets sur les incisives inférieures — *E. teilhardi* (EISENMANN 1975) est présente à Nihowan. Il est possible qu'une partie du matériel de la région lui revienne et que les *Equus* de certaines localités de Choukoutien appartiennent à d'autres espèces plus évoluées. Les espèces *sanmeniensis*, cf. *sanmeniensis* et *teilhardi* ont en commun la pénétration du sillon vestibulaire des molaires à l'intérieur du pédicule de la double boucle, ce qui les distingue des *Equus* de la Chine du Sud et de l'Inde. Les pièces de Nihowan conservées à l'Institut de Paléontologie du MNHN ont été examinées ainsi que les figures de TEILHARD DE CHARDIN et PIVETEAU. On a aussi utilisé les données de ZDANSKY (1928, pl. IX fig. 7 et 8 et 1935, pl. II fig. 4 et 5, pl. V fig. 10, 11 et 12, texte p. 33), TEILHARD (1936, fig. 18 et 1940, fig. 47) et CHOW (1957, fig. 1 et 2). A Nihowan le protostylide est très développé sur la P_2 à peine usée d'un fragment de mandibule d'*E. sanmeniensis* mais absent sur celles des trois autres dentitions moyennement ou très usées qu'on peut lui attribuer. Il est présent sur presque toutes les P_3 — M_2 usées. *E. teilhardi* n'a pas de protostylide sur les P_2 mais sur la plupart des autres jugales quand elles sont usées. La D_2 de la série de Nihowan d'*E. sanmeniensis* est endommagée mais une série de même longueur (Choukoutien 9) porte un fort protostylide (TEILHARD 1936, fig. 18). Une série de taille plus faible (Pekin 18) n'en présente pas. Le protostylide est absent sur les P_2 et D_2 figurées et citées par ZDANSKY (1935), rare sur les autres dents.

Dans le Sud de la Chine, COLBERT en 1940 a décrit *E. yunnanensis* des couches de Ma-kai qui seraient de même âge que celles de Nihowan. PEI (1961) a fait une révision de l'espèce à partir de nouvelles récoltes à Ma-Kai et dans les grottes de

Commentaires

1. Le protostylide se rencontre sur les P₂ et D₂ des formes de grande taille dont les molaires inférieures ont une disposition «zébrine» (pénétration du sillon vestibulaire des molaires dans le pédicule de la double boucle).
2. Il est absent sur les P₂ et D₂ des formes de plus faible taille (*E. teilhardi*) et celles dont les molaires une disposition «asinienne» (*E. yunnanensis*, *sivalensis*, *namadicus*).

Les observations de BOULE et THÉVENIN (1920) sur le protostylide d'*E. insulatus* de Bolivie ont été reprises et complétées par HOFFSTETTER (1952, p. 242). Outre *E. insulatus* et *E. andium* (Andes équatoriennes), le protostylide a été rencontré chez *E. santa-elenae* de l'Equateur occidental et *E. neogaeus* du Brésil oriental. D'après HOFFSTETTER (1952, p. 264—265 et 292—294) le pli est presque constant sur les P₂, D₂, D₃ et D₄ et très fréquent sur les P₃ et P₄ jeunes d'*E. andium*; il est présent sur les mêmes dents usées d'*E. santa-elenae* sauf la D₂ où il est presque effacé. Sur les figures données par BOULE et THÉVENIN (1920, fig. 57, 59 B et C, pl. XII fig. 4 et 5, pl. XIII fig. 4 et 6) le protostylide est également peu net sur la D₂ alors qu'il est présent sur les D₃ et D₄.

Fréquence du protostylide chez certains *Equus* sud-américains

	D ₂			D ₃ D ₄			P ₂			P ₃ P ₄			M ₁ M ₂		
	n dents	n prot.	‰	n dents	n prot.	‰	n dents	n prot.	‰	n dents	n prot.	‰	n dents	n prot.	‰
<i>E. insulatus</i>	4	0		10	6	60	17	8	47	55	34	62	67	8	12
<i>E. andium</i>	8	5		10	4	40	8	5		21	15	71	26	5	19
<i>E. santa-elenae</i>	4	0		présents			3	3		6	6		5	4	

Mêmes abréviations que dans les tableaux précédents. Il n'y a pas de données précises sur les D₃ et D₄ d'*E. santa-elenae*.

Quelques spécimens des espèces *insulatus* (dont certains figurés par BOULE et THÉVENIN 1920, pl. XII et XIII), *andium* et *santa-elenae* se trouvent à l'Institut de Paleontologie du MNHN. Ils ont été examinés ainsi que les figures données par HOFFSTETTER (1952, fig. 73, 75, 86 et 88). Les observations sont groupées sur le Tableau 4.

Ainsi, la fréquence du protostylide sur les P_2 varie de 40 à 100 %; elle est encore plus forte en moyenne sur les P_3 et P_4 . Le fait le plus surprenant est sa rareté sur les D_2 d'*E. insulatus* et *santa-elenae*, même peu usées, en opposition avec les P_2 .

Discussion et conclusions

Nature du protostylide

RÜTIMEYER (1863, p. 653 et suivantes, pl. III et IV) a longuement discuté la nature des formations accessoires sur les jugales inférieures des Equidés. Il distingue d'une part les vrais piliers basaux comme l'ectostylide (x) et l'hypostylide de la D_4 d'*Hipparion* (x_1), d'autre part les plis d'email résultant de la compression d'une moitié de la dent par la dent voisine; dans cette catégorie se placent le ptychostylide (b) ou pli caballinide, certains hypostylides (c) et les protostylides (a_1). Les plis de compression apparaîtraient sur la face occlusale dès le début de l'usure contrairement aux vrais piliers basaux de hauteur généralement inférieure à la hauteur maximale de la couronne. Il est incohérent de parler de «pli de compression» pour des P_2 ou D_2 qui n'ont en avant d'elles aucune dent «comprimane» et RÜTIMEYER s'en était lui-même montré embarrassé; pour lui cependant, il ne s'agissait que d'un cas particulier et exceptionnel à l'intérieur du groupe des protostylides-plis de compression apparaissant dès le début de l'usure sur toutes les jugales. En réalité il est inexact que tous les protostylides apparaissent dès le début de l'usure: ceux des dents postérieures se comportent plutôt comme des «piliers basaux» que comme des «plis de compression». Mais quels que soient les termes utilisés, il faut avouer notre ignorance de la nature des protostylides et retenir qu'elle n'est probablement pas la même pour les D_2 et D_2 et les autres jugales, ainsi que le suggèrent les arguments suivants.

L'étude du matériel actuel montre que les fréquences des protostylides des dents antérieures et des autres ne sont pas directement proportionnelles; il semble même y avoir une certaine incompatibilité entre les deux structures: 8 % seulement des séries dentaires à protostylides le portent à la fois sur une P_2 ou D_2 et sur une dent postérieure. La rareté de cette association provient en partie des influences opposées exercées par l'usure: celle-ci, comme on l'a vu, tend à effacer le protostylide des dents antérieures et à le faire apparaître sur les autres. Mais l'influence de l'usure n'est pas seule en cause: chez *E. grevyi* où les dents antérieures même usées conservent un protostylide, la fréquence de son association avec un ou des protostylides postérieurs reste inférieure à 20 %; d'autre part certaines espèces n'ont de protostylides que sur les dents postérieures. L'influence de l'usure et celle de l'appartenance spécifique s'exercent donc différemment sur les P_2 ou D_2 et sur les autres jugales.

Valeur discriminative du protostylide

Elle aussi diffère suivant les dents. L'observation de plus de 2300 jugales inférieures d'*Equus* actuels a mis en évidence le fort développement du protostylide et sa grande fréquence sur les P_2 et D_2 du Zèbre de Grévy. Par ce caractère *E. grevyi* s'oppose à presque toutes les autres espèces actuelles. Pour les dents postérieures, la figure 8 montre le comportement similaire des Zèbres, Anes et Hémionos. Les différen-

ces de ces groupes entre eux et avec le Cheval de Prjewalski demandent à être confirmées sur un plus grand nombre de dents à tous les stades d'usure. Celle-ci exerce en effet une influence certaine sur la fréquence du protostylide, notamment au niveau des D_3 et D_4 . Il s'en suit que l'utilisation qu'on a fait du protostylide de ces dents pour rapprocher formes fossiles et formes actuelles (par exemple Zèbres et *E. stenonis*) est pour le moment abusive.

Evolution morphologique supposée du protostylide

Dans ses commentaires de l'étude de RÜTIMEYER, FORSYTH MAJOR (1880, p. 107—108) propose une interprétation différente des formations accessoires dentaires des Equidés. Pour lui tous ces piliers et plis ont la même signification et la même nature. Sur les dents peu usées, sur les lactéales et chez les espèces les plus anciennes il est plus fréquent d'observer des piliers isolés; sur les dents usées, sur les définitives et chez les espèces plus récentes les piliers ont tendance à se fondre au reste de la dent pour devenir des plis d'émail, un peu comme le fait le protocone des jugales supérieures. Pour VAN HOEPEN (1932, p. 35—36) le passage se ferait en sens inverse. Le pli situé près de la racine de la dent se libérerait au cours de la croissance pour devenir un pilier isolé. Il s'agirait d'une réduction aboutissant à la disparition du protostylide, d'abord sur les définitives puis sur les lactéales qui conservent plus longtemps les caractères ancestraux.

Au cours de l'étude de plus de 3900 dents d'*Equus* actuels et fossiles aucun protostylide isolé n'a été rencontré. Qu'il s'agisse d'une anomalie rarissime ou d'une erreur d'observation, l'existence possible d'un tel pilier ne repose que sur le témoignage de VAN HOEPEN (1932, fig. 7). On ne peut donc suivre cet auteur lorsqu'il voit dans le pilier un stade normal de régression du pli protostylide ni accepter l'évolution inverse supposée par FORSYTH MAJOR. Chez *Equus* la question de la relation entre pilier isolé et pli est sans objet.

Fréquence comparée du protostylide sur les lactéales et les définitives. Déductions concernant l'évolution régressive ou progressive du protostylide

Le protostylide est considéré communément comme une structure en voie de régression. Après FORSYTH MAJOR et VAN HOEPEN, QUINN (1955, p. 68) note la disparition du protostylide dans toutes les lignées d'Equidés; elle s'y observerait indépendamment comme une tendance héritée en commun se manifestant à retardement.

Chez *Equus*, en l'absence de lignées évolutives certaines et bien documentées, cette opinion n'est fondée que sur les propositions suivantes: le protostylide est plus fréquent sur les lactéales que sur les définitives; les lactéales, plus archaïques que les définitives, conservent plus longtemps un protostylide voué à la disparition (elles seraient en retard dans l'acquisition d'un protostylide en voie de développement).

Le matériel observé dans ce travail apporte les éléments suivants : 1. la fréquence du protostylide des D_2 dépasse celle des P_2 chez les Zèbres, *E. tabeti* et *E. mauritanicus*, l'inverse est vrai pour les Chevaux, les Anes, *E. insulatus* et *E. santaelenae*, la fréquence est la même chez *E. andium*, pour les autres espèces fossiles la situation est inconnue faute d'un matériel suffisant; 2. le protostylide est plus fréquent sur les lactéales postérieures que sur les P_3P_4 de toutes les espèces actuelles et de la plupart des espèces fossiles bien documentées, font exception *E. insulatus* et *E. santaelenae* où la fréquence est la même sur les deux types de dents et *E. andium* où elle est plus forte sur les P_3P_4 .

Ainsi chez les *Equus* sud-américains la première proposition est infirmée. Si on admet la seconde, l'absence de protostylide sur les D_2 et sa grande fréquence sur les P_2 d'*E. insulatus* suggère une acquisition progressive. Chez *E. andium* descendant

possible d'*E. insulatus* (HOFFSTETTER 1952, p. 312) la fréquence du protostylide sur les P_2 a encore augmenté et les D_2 ont acquis à leur tour un protostylide fréquent (fig. 9). Les résultats sont donc cohérents. En revanche il est surprenant de trouver chez *E. andium* une diminution des protostylides des D_3D_4 en même temps qu'une augmentation de leur fréquence sur les P_3P_4 . Cette anomalie résulte peut-être d'un nombre insuffisant de spécimens.

Dans le cas d'*E. tabeti* les deux propositions conduisent à supposer la régression du protostylide des dents postérieures et ne laissent entrevoir aucune filiation avec les formes asiniennes ou hémioniennes dont il est proche par son squelette: chez *E. asinus* et les Hémiones le protostylide — en voie de disparition — reste néanmoins plus fréquent que chez *E. tabeti* (fig. 10). La même contradiction apparaît pour *E. mauritanicus* comparé à *E. zebra* et *E. burchelli*; en outre pour cette dernière espèce le protostylide serait en régression sur les dents antérieures alors qu'il est totalement absent chez *E. mauritanicus* (fig. 10). Pour les deux espèces fossiles d'Afrique du Nord il faut donc rejeter tout lien phylétique avec les espèces actuelles qui leur ressemblent ou admettre que les deux propositions ne sont pas valables.

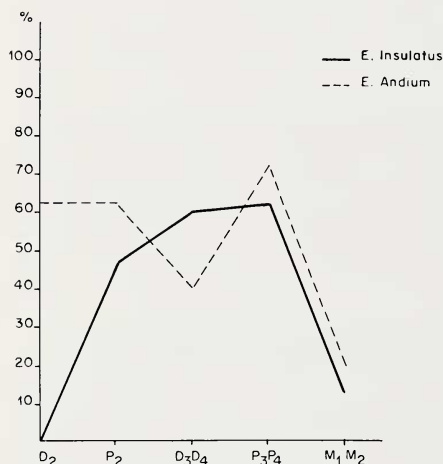


Fig. 9. Pourcentage de protostylides sur les diverses dents d'*E. insulatus* et de son descendant possible *E. andium*

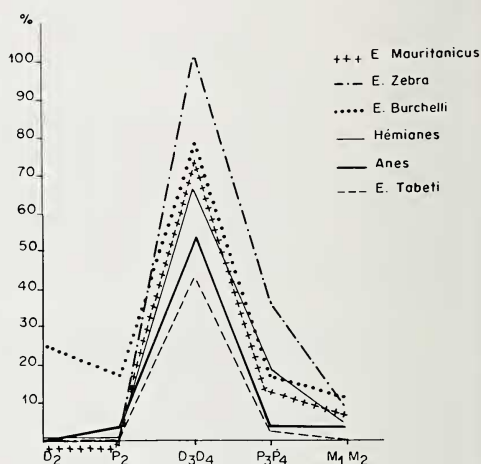


Fig. 10. Pourcentage de protostylides sur les diverses dents d'*Equus* actuels et fossiles âgés de plus d'un an

En faveur de l'hypothèse inverse (apparition du protostylide sur les lactéales d'abord, sur les définitives ensuite) plaident les faits suivants.

GROMOVA (1949, 2e partie, p. 110) note que les stylides semblent se développer plutôt qu'involuer chez les Hipparions tout en étant d'emblée plus forts sur les lactéales que sur les définitives.

En Afrique de l'Est les *Equus* qu'on peut supposer à l'origine d'*E. grevyi* n'ont pas de protostylide sur les P_2 mais sur une D_2 au moins.

En Europe le protostylide est absent sur les P_2 des formes les plus anciennes mais présent sur une D_2 (Pardines) et sur les P_2 de gisements plus récents (Terranova, Senèze, Bucine).

Si on admet cette seconde hypothèse, rien ne s'oppose plus à la dérivation d'Anes ou d'Hémiones à partir d'*E. tabeti* ni de Zèbres (autres que le Zèbre de Grévy) à partir d'*E. mauritanicus*: pour toutes les dents protostylides sont plus fréquents chez les formes actuelles correspondantes (fig. 10).

A l'heure actuelle il est impossible de choisir entre les deux hypothèses faute de données suffisantes pour d'autres groupes. D'autre part, quelle que soit l'hypothèse envisagée, une partie des observations (Amérique du Sud ou Afrique) reste sans explication cohérente.

Aussi bien des questions concernant la nature et l'évolution du protostylide restent posées. Il faut y ajouter celles qui se rapportent à son rôle fonctionnel éventuel et à ses relations avec l'environnement. En particulier il est curieux de constater que les protostylides sont très fréquents chez les *Equus* sud-américains et certains Zèbres et que c'est aussi parmi les Zèbres et chez les *Equus* sud-américains qu'on observe des incisives inférieures dépourvues de cornets (HOFFSTETTER 1950; EISENMANN et DE GIULI 1974).

Remerciements

L'auteur exprime sa reconnaissance à tous les Directeurs, Conservateurs et Techniciens des collections ostéologiques actuelles et fossiles qui par leur accueil et leur aide ont rendu possible cette étude et notamment à: MM. ANTHONY et PETTER à Paris, DAVID, GUÉRIN et PHILIPPE à Lyon; MISONNE à Bruxelles et THYS VAN DEN AUDENAERDE à Tervuren; VAN BREE à Amsterdam et HUSSON à Leiden; BYCHOVSKY et BARYCHNIKOV à Leningrad; GENTRY à Londres; HÜRZELER, SCHAEFER, ENGESSER et HEIZMANN à Bâle, HUBER et LÜPS à Berne, KUHN SCHNYDER et CLAUDE à Zürich; HACKETHAL à Berlin, FRANZEN et LÜTT à Frankfurt, SCHLIEMANN, LEONHARDT et LORENZ à Hamburg, HERRE et REICHSTEIN à Kiel, HALTENORTH à Munich, DIETERLEN à Stuttgart; M. et Mme AZZAROLI à Florence; Mrs. MARGARET LEAKEY et J. HARRIS à Nairobi.

L'auteur remercie vivement de leur confiance YVES COPPENS qui lui a offert l'étude des Equidés de l'Omo récoltés par les missions françaises et RICHARD LEAKEY celle des Equidés de Koobi Fora. E. HEINTZ a autorisé l'étude du matériel de La Puebla de Valverde et accepté de critiquer ce manuscrit.

Certaines photographies d'*Equus* actuels (U.S.A.) et fossiles (U.R.S.S.) ont été étudiées grâce à l'amicale obligeance de JEAN BRUNET et de C. DE GIULI.

Les frais des missions d'étude en Suisse et en Allemagne ont été pris en charge par la R.C.P. 292 du C.N.R.S.: Anthropologie des Hommes fossiles et Paléontologie des Vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique.

Résumé

L'observation de près de 4000 jugales inférieures d'*Equus* actuels et fossiles a mis en évidence la forte fréquence et les grandes dimensions du protostylide des P_2 et D_2 d'un Zèbre actuel: *E. grevyi*. Par sa constance ce caractère acquiert une valeur diagnostique certaine. Sur les autres dents et particulièrement sur les D_3 et D_4 , la fréquence du protostylide paraît déterminée par le degré d'usure plus que par l'appartenance systématique. La nature du protostylide et son évolution — régressive ou progressive — sont discutées à l'aide de données obtenues chez les Zèbres, les Anes, les Hémiones et les Chevaux de Prjewalski actuels ainsi que certaines espèces pléistocènes non caballines d'Afrique, Europe, Asie et Amérique du Sud.

Summary

The protostylid: systematic value and phyletic significance in recent and fossil species of the genus Equus (Perissodactyla, Mammalia)

The study of nearly 4000 lower cheek teeth of recent and fossil *Equus* species shows the outstanding frequency and size of the protostylid on the P_2 and D_2 of *E. grevyi*. There are no such differences among the other teeth of recent species. On the D_3 and D_4 the protostylid occurrence seems to be very much dependent from the degree of abrasion and cannot be considered of great systematic value. Nature and regressive or progressive evolution of the protostylid are discussed in the light of data obtained from recent Zebras, Asses, Half Asses and wild Horses as well as from some non-caballine African, European, Asiatic and South-American pleistocene species.

Zusammenfassung

Das Protostylid: systematischer Wert und phylogenetische Bedeutung bei rezenten und fossilen Arten der Gattung Equus (Perissodactyla, Mammalia)

Das Studium von etwa 4000 Unterkieferzähnen rezenter und fossiler *Equus*-Arten zeigt, daß bei *E. grevyi* das Protostylid der P_2 und D_2 ganz besonders häufig und auch stark ausgebildet ist. Seiner Konstanz wegen kommt diesem Merkmal ein entscheidender diagnostischer Wert zu. Bei den anderen Zähnen, und ganz besonders bei D_3 und D_4 scheint die Frequenz des Protostylids mehr vom Grad der Abkautung als von der systematischen Zugehörigkeit der Arten abhängig. Das Wesen des Protostylids und seine regressive oder progressive Stammesgeschichte werden an Hand von Beobachtungen bei Zebras, Eseln, Halbeseln, Przewalskipferden und gewissen pleistozänen nichtcaballinen Arten aus Afrika, Europa, Asien und Südamerika diskutiert.

Bibliographie

- ARAMBOURG, C. (1959): Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Mém. Serv. carte géol. Algérie, N.S., Paléont. 4, 161.
 (1970): Les Vertébrés du Pléistocène d'Afrique du Nord. Arch. Mus. nat. Hist. nat. 7, 128.
- AZZAROLI, A. (1965): The two villafranchian Horses of the Upper Valdarno. Palaeontogr. ital. 59 (n. s. 29), 12.
- BAIGUSHEVA, V. S. (1971): Fossil Teriofauna of the Liventzovka Sand-Pit. (en russe). Materialy po faunam antropogena SSSR. Trudy Zool. Inst. 49, 5—29.
- BOLOMEY, A. (1965): Die Fauna zweier villafränkischer Fundstellen in Rumänien. Ber. Geol. Ges. 10, 77—88.
- BOULE, M.; THEVENIN, A. (1920): Mammifères fossiles de Tarija. Miss. scient. Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange. Paris: Soudier Edit.
- BRUET, E. (1932): Recherches sur l'évolution continentale de quelques sédiments. Mém. Soc. Etud. Sc. nat. Haute-Marne, 1, 279.
- CHOW, M. (1957): Notes on some mammalian fossils from the late cenozoic of Sinkiang. Vert. palasiat. 1, 33—39.
- COLBERT, E. H. (1935): Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. Trans. Amer. Phil. Soc. 26.
 — (1940): Pleistocene Mammals from the Ma-Kai Valley of Northern Yunnan, China. Amer. Mus. Novitates 1099, 1—10.
- DELAFOND, F.; DEPERET, C. (1894): Les terrains tertiaires de la Bresse et leurs gîtes de lignites et de minerais de fer. Ministère des Travaux Publics. Etudes des gîtes minéraux de la France.
- EISENMANN, V.; BRUNET, J. (1973): Présence simultanée de Cheval et d'Hipparion dans le Villafranchien moyen de France à Roccaneyra (Puy-de-Dôme); étude critique de cas semblables (Europe et Proche-Orient). Intern. Coll. on the Problem: The Boundary between Neogene and Quaternary. Collect. of Pap. 4, 104—122.
- EISENMANN, V.; GIULI, C. DE (1974): Caractères distinctifs entre vrais Zèbres (*Equus zebra*) et Zèbres de Chapman (*Equus burchelli antiquorum*) d'après l'étude de 60 têtes osseuses. Mammalia 3, 509—543.
- EISENMANN, V. (1975): Nouvelles interprétations des restes d'Equidés (Mammalia, Perissodactyla) de Nihowan (Pléistocène inférieur de la Chine du Nord): *Equus teilhardi* nov. sp. Geobios 8, 125—134.
- EISENMANN, V.: Preliminary note on Equidae from the Koobi Fora Formation, Kenya. In: COPPENS, Y.; HOWELL, C.; ISAAC, G.; LEAKEY, R. (eds.), Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin. Univ. Chicago Press, sous Presse.
 —: Equidae from Omo. Ibidem.
- FALCONER, N.; CAUTLEY, P. T. (1849): Fauna Antiqua sivalensis. Atlas: part 9, Equidae, Ruminanta, Camelidae, Sivatherium. London: Smith, Elder et Cie.
- FORSTÉN, A. (1975): The fossil horses of the Texas gulf coastal plain: a revision. Pearce Sellards Ser. 22, 1—86.
- FORSYTH MAJOR, C. J. (1877—1880): Beiträge zur Geschichte der fossilen Pferde insbesondere Italiens. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 4, 153.
- GAUTIER, F.; HEINTZ, E. (1974): Le gisement villafranchien de La Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). Bull. Mus. nat. Hist. nat., Sc. de la Terre 36, 113—136.
- GAZIN, C. L. (1936): A study of the fossil horse remains from the upper Pliocene of Idaho. Proc. Unit. St. nat. Mus., Smiths. Inst. 83, 281—320.
- GIULI, C. DE (1972): On the type form of *Equus stenonis* Cocchi. Palaeontogr. ital. 68 (n. s. 38), 35—49.

- GROMOVA, V. (1949): Histoire des chevaux (genre *Equus*) dans l'Ancien Monde. 1ère partie: Revue et description des formes. Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk SSSR. 17, n° 1: 373.
- (1949): Histoire des chevaux (genre *Equus*) dans l'Ancien Monde. 2ème partie: Evolution et classification du genre. Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk SSSR, 17, n° 2: 162.
- GROVES, C.; MAZAK, V. (1967): On some taxonomic problems of Asiatic Wild Asses; with the description of a new subspecies (*Perissodactyla*, *Equidae*). Z. f. Säugetierkunde 32, 321—355.
- HOEFEN, E. C. N. VAN (1932): Die Stamlyn van die Sebras. Paleont. Navors. Nas. Mus., 2, 25—37.
- HOFFSTETTER, R. (1950): La structure des incisives inférieures chez les Equidés modernes. Importance dans la classification des Zèbres-Couaggas. Bull. Mus. nat. Hist. nat. 22, 684—692.
- (1952): Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. Mém. n° 66, Soc. géol. Fr., N. S. 31, 1—391.
- HOPWOOD, A. T. (1937): The former distribution of Caballine and Zebrine Horses in Europe and Asia. Proc. Zool. So. 106, 897—912.
- KRETZOI, M. (1954): Bericht über die Calabrische (Villafranchische) Fauna von Kislang. Kom. Féjer Jber. ung. geol. Anst. 1, 239—265.
- LEHMANN, U. (1957): Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg 26, 60—99.
- LIU, H. Y.; YOU, Y. Z. (1974): New materials of *E. yunnanensis* in Yanmou, Yunnan. On diagnosis of *E. yunnanensis* and phylogeny of *Equus* in Asia. Vert. Palasiat. 12, 126 bis 136.
- LYDEKKER, R. (1882): Siwalik and Narbada Equidae. Mem. Geol. Surv. India (Palaeont. Indica) 10, 32.
- MAC GREW, P. O. (1944): An early Pleistocene (Blancan) fauna from Nebraska. Field Mus. nat. Hist., Geol. ser. 9, 33—66.
- PEI, W. C. (1961): Fossil Mammals of Early Pleistocene age from Yuanmo (Ma-kai) of Yunnan. Vert. Palasiat. 5, 27—30.
- PETIT, M. (1939): Anatomie des molaires des Equidés, Cheval et Ane. Thèse de Sciences, Toulouse.
- PRAT, F. (1968): Recherches sur les équidés pléistocènes de France. Thèse de Sciences, Bordeaux.
- QUINN, J. H. (1955): Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain. Univ. Texas Publ. 5516, 102.
- (1957): Pleistocene Equidae of Texas. Univ. Texas, Rep. of Invest. 33, 51.
- RAVEN, T. (1935): Neue Funde quaternärer Säugetiere in den Niederlanden. II. Koninkl. Akad. Wetensch. Proc. Sect. Sci. 38, 209—296.
- RÜTIMEYER, L. (1863): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde. Verhandl. naturf. Ges. Basel 3, 558—696.
- SHER, A. V. (1971): Les Mammifères et la stratigraphie du Pléistocène de l'extrême Nord-Orient de l'URSS et de l'Amérique du Nord. Akad. Nauk SSR (Commiss. Etud. Quat.) Moscou: Nauka.
- STIRTON, R. A. (1942): Comments on the origin and generic status of *Equus*. J. Paleont. 16, 627—637.
- TEILHARD DE CHARDIN, P.; PIVETEAU, J. (1930): Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). Ann. Paléont. 19, 1—134.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. (1936): Fossil Mammals from Locality 9 of Choukoutien. Pal. sinica, ser. C 7, 1—61.
- VIRET, J. (1954): Le loess à bancs durcis de Saint Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon 4, 1—200.
- ZDANSKY, O. (1928): Die Säugetiere der Quartärfauna von Chou-Kou-Tien. Palaeont. sin., ser. C, 5, 1—146.
- (1935): *Equus* und andere *Perissodactyla*. Palaeont. sin., ser. C, 6, 1—54.

L'adresse de l'auteur: Mme VÉRA EISENMANN, Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 Rue de Buffon, F-75005 aParis